

山小橘属 (芸香科) 花粉形态及其系统学意义*

牟凤娟^{1,4}, 李双智¹, 徐琼华², 马士祝³, 张奠湘^{4**}

(1 西南林业大学 西南山地森林资源保育与利用省部共建教育部重点实验室, 云南 昆明 650224;

2 玉溪农业职业技术学院, 云南 玉溪 653106; 3 云南省大理州林业科学研究所,

云南 下关 671000; 4 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650)

摘要: 利用扫描电镜 (SEM) 对芸香科山小橘属 (*Glycosmis*) 12 个分类群 16 个样品的花粉形态特征 (包括花粉大小、萌发孔及外壁纹饰等) 进行了观察研究, 其中光叶山小橘 (*G. craibii* var. *glabra*)、长果山小橘 (*G. erythrocarpa*)、锈毛山小橘 (*G. esquirolii*)、长叶山小橘 (*G. longifolia*)、亮叶山小橘 (*G. lucida*)、海南山小橘 (*G. montana*)、少花山小橘 (*G. oligantha*)、小花山小橘 (*G. parviflora*) 和华山小橘 (*G. pseudoracemos*) 等 9 个分类群的花粉形态为首次报道。结果表明, 国产山小橘属植物的花粉均为单粒花粉, 近球形或长球形, 花粉大小范围为 $(15.90 \sim 23.92) \times (14.56 \sim 22.00) \mu\text{m}$, 极面观为圆形、三裂圆形或近三角形, 极轴与赤道轴比值 (P/E) 范围为 1.03~1.31, 均为 3 孔沟; 根据花粉外壁纹饰可以将国产种类划分为条网状、复条网状、条纹-穿孔纹饰以及孔穴状纹饰等四种类型, 其中小花山小橘不同来源花粉的外壁纹饰差异较大, 至少存在 5 种类型: (1) 极面穴状, 赤面条网状或穿孔, (2) 极面穴状, 赤面均匀分布圆形穿孔, (3) 具复条网状, (4) 条网状兼具不规则小穿孔, (5) 条网状兼近圆形穿孔纹饰。研究发现山小橘属植物的花粉形态特征具有较高的多样性, 为该属植物的分类及系统学研究提供了可用的孢粉学资料。

关键词: 山小橘属; 花粉形态; 芸香科; 系统学意义

中图分类号: Q 944

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2013)02-109-10

Pollen Morphology of *Glycosmis* (Rutaceae) and Its Systematic Implications

MOU Feng-Juan^{1,4}, LI Shuang-Zhi¹, XU Qiong-Hua², MA Shi-Zhu³, ZHANG Dian-Xiang^{4**}

(1 Key Laboratory for Forest Resources Conservation and Use in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2 Yuxi Agricultural Vocation-Technical College, Yuxi 653106, China;

3 Dali Institute of Forestry Science, Xiaguan 671000, China; 4 South China Botanical Garden,

Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: To study the systematic relationship of *Glycosmis* (Rutaceae), pollen morphology of 12 species and 16 samples of *Glycosmis* from China were studied by scanning electron microscopy (SEM). Some palynological characters, including the pollen size, the aperture number and the exine ornamentation, were observed and evaluated. Among these taxa, the pollen morphology of nine species or varieties were reported for the first time, such as *G. craibii* var. *glabra*, *G. erythrocarpa*, *G. esquirolii*, *G. longifolia*, *G. lucida*, *G. montana*, *G. oligantha*, *G. parviflora* and *G. pseudoracemos*. In all species studied, pollen grains are monads, sub-spheroidal or prolate in shape and the range of size is $(15.90 \sim 23.92) \times (14.56 \sim 22.00) \mu\text{m}$; circular, circular with 3 lobes or sub-triangle in polar view; 3-colporate; P/E (the ratio of polar axis and equatorial axis) is 1.03~1.31. Among species of *Glycosmis* from China, there are four types, namely striato-reticulate, compound striato-reticulate, striato-perforate and foveolate, based on the

* 基金项目: 国家自然科学基金面上项目“黄皮属及其近缘类群的系统学研究”(30970182)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: dx-zhang@scbg.ac.cn

收稿日期: 2012-05-31, 2012-06-24 接受发表

作者简介: 牟凤娟 (1977-) 女, 博士, 副教授, 主要从事植物系统分类学研究。E-mail: moufengjuan@yahoo.com.cn

characters of exine ornamentation. In *G. parviflora* widely distributing in south of China, the samples from different localities showed variable exine ornamentation of pollen grains, viz. (1) foveolate in polar view and striato-reticulate or perforate in equatorial view, (2) foveolate in polar view and perforate in equatorial view, (3) compound striato-reticulate, (4) striato-reticulate and with irregular micro-perforation, (5) striato-reticulate and with circular perforation. The genus *Glycosmis* exhibits very high pollen morphological diversity, which can be used in inter- and intra-specific taxonomy in this genus, along with the systematic relationship among the relative genera. The results provide some valuable palynological references for the classification and systematics of *Glycosmis*.

Key words: *Glycosmis*; Pollen morphology; Rutaceae; Systematical implication

山小橘属 (*Glycosmis*) 隶属芸香科 (Rutaceae) 柑橘亚科 (Aurantioideae), 为 Corrêa (1805) 创建, 其模式种为 *Glycosmis pentaphylla* (Retz.) Corrêa。山小橘属植物部分种类的叶和根具有药用价值, 其浆果可供食用。依据 Swingle (1943)、Swingle 和 Reece (1967) 的分类系统, 山小橘属与黄皮属 (*Clausena*) 和九里香属 (*Murraya*) 均隶属于黄皮亚族 (柑橘亚科黄皮族), 为该亚族中最原始的属; 也有研究结果建议将山小橘属独立为族 (Silva 等, 1988) 或亚族 (李钊, 1988)。山小橘属植物主要分布在亚洲南部、东南部及澳大利亚的东北部, 中国境内则主要分布于西南及华南热带、亚热带地区, 东达台湾岛, 西至西藏墨脱。本属约有 50 余种, 在中国分布有 11 种、1 变种 (黄成就, 1997; Zhang 等, 2010) 及一新种长瓣山小橘 *Glycosmis longipetala* F. J. Mou & D. X. Zhang (Mou 和 Zhang, 2009)。山小橘属是一个属级特征极为明显的属, 极易与其他近缘属相区别, 主要识别特征是茎、叶和花序轴等新生器官均被有锈红色短柔毛; 小花较小且花瓣多早落; 果实多为圆形或椭圆形且半透明的粉红色浆果 (牟凤娟, 2009)。

国内外不少学者曾对山小橘属局部地区种类进行了分类学研究 (Engler, 1931; Narayanaswami, 1941; Guillaumin, 1946; Stone, 1978, 1985, 1994; Swingle 和 Reece, 1967; Swingle, 1943; 黄成就, 1959, 1997; 吴钲镒和李恒, 1980; 陶德定, 1984, 1994, 1995; 缪如槐, 1993; Mou 和 Zhang, 2009; 牟凤娟, 2009; 牟凤娟等, 2011)。Narayanaswami (1941) 主要依据花部雌蕊子房室的数目、被毛状况及子房柄的特征对东南亚地区山小橘属种类进行了分类研究; 而大多学者则主要依据营养器官的性状对山小橘属属下种类进行划分, 主要包括叶片的类型 (单叶、单身复

叶和羽状复叶)、小叶数目、叶脉及子房特征 (Stone, 1985; 黄成就, 1959, 1997), 而这些性状在不同生境中的变异较大。虽然山小橘属的属级特征较为明显, 但其属下多个种类间却难以进行界定。我们在野外考察发现, 山小橘属植物的同一植株上可能同时存在单叶、单小叶和复叶, 复叶中又有 2~7 小叶不等; 许多种类在幼苗期多单叶和单身复叶, 而随着植株的发育, 复叶小叶的数目有所增加。利用此类变异较大的营养性状进行属下种类的鉴定存在较大误差, 其可靠性较低。小花山小橘 (*Glycosmis parviflora* (Sims) Kurz) 是国内分布范围较广的类群, 我们的野外调查工作发现其叶类型兼有单叶、单身复叶及 2~6 小叶复叶等, 叶型也有长圆形和披针形等类型, 花序的长短变化也较大。山橘树 (*G. cochinchinensis* (Lour.) Pierre ex Engl.) 是国产种类中唯一仅具单叶的种类, 分布于海南岛范围内不同海拔种群的个体, 无论是从叶型、叶质以及花序的特征, 都存在很大变异, 至少存在 3 种不同的类型。其叶片形状有卵圆形、长圆形和长披针形之分, 叶质也有厚纸质和厚革质的区别, 叶片大小变异的幅度较大。

目前对山小橘属的研究主要集中在植物化学成分方面 (李钊, 1988; Greger 等, 1993; Vajrodaya 等, 1998; Hofer 和 Greger, 2000; Hofer 等, 2000; 席萍等, 2000; 沈小玲等, 2002; 周波等, 2004), 对该属染色体数目的报道仅涉及少数种类, 其中二倍体 $2n = 2x = 18$ 的有山橘树 (Mou 和 Zhang, 2009) 和五叶山小橘 (*G. pentaphylla* (Retz.) Corrêa = *G. arborea* (Roxb.) DC.) (Malla 等, 1979; Singhal 等, 1983; Guerra, 1984, 1985), 六倍体 $2n = 6x = 54$ 的有小花山小橘 (*G. parviflora* = *G. citrifolia*) (Sarkar 等, 1982; Guerra 和 Souza, 1984; Guerra 等, 2000) 以及八倍体 $2n$

= 2x = 72 的有长瓣山小橘（Mou 和 Zhang, 2009）。对山小橘属植物解剖学的研究仅见少量报道，包括部分国外分布种类的花解剖学研究（Tillson 和 Bamford, 1938），及小花山小橘的叶肉分泌囊（刘文哲和胡正海, 1998）和叶表皮解剖特征（冯达星等, 2001）。

植物花粉外壁自身的抵抗力及保护作用使其形态不易随外界环境的变化而发生变异，对高温、高压和酸碱等极端环境具有较强的耐性，与植物其它组织器官相比而言更具稳定性，而且植物花粉形态特征尤其是外壁纹饰、萌发孔等具有较高的多样性，因而花粉形态被用作鉴别植物种类的重要依据之一。借助高分辨率的电镜扫描技术对植物花粉进行观察和比较，可以较为准确地区分不同植物的花粉，并对其形态进行准确描述（韦仲新, 2003）。有关芸香科植物花粉形态的研究在国外开展得较多（Erdtman, 1952; Barth, 1980, 1983, 1985; Morton 和 Kallunki, 1983; Yunus 和 Nair, 1988; Victor 和 Wyk, 1998, 1999a, b, 2000, 2001; Grant 等, 2000; Fukuda 等, 2008），国内仅有少数报道（中国科学院植物研究所形态室孢粉组, 1960; 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组和华南植物研究所形态研究室, 1982; 刘炳仑, 1987; Mou 和 Zhang, 2009）；其中对山小橘属植物花粉形态的研究只涉及山橘树、长瓣山小橘和五叶山小橘等 3 个种类（刘炳仑, 1987; Grant 等, 2000; Mou 和 Zhang, 2009）。Yunus 和 Nair（1988）指出在芸香科植物中皱网状（Rugulate-reticulate）或皱条网状（Rugulo-striato-reticulate）及其他类型的花粉外壁纹饰是对不同属加以区别的重要特征。Grant 等（2000）对整个柑橘亚科的花粉形态进行研究，依据萌发孔数目和外壁纹饰等特征将本亚科植物的花粉划分为 5 种类型，并发现该亚科的花粉形态分类与目前的分类系统（Swingle 和 Reece, 1967）之间有着密切的相关性，尤其是花粉的萌发孔数目与族的划分有着较高的一致性；其中黄皮族（Clauseneae）的花粉为 3 孔沟，细条纹或细条网纹纹饰，而柑橘族（Citreae）中绝大部分为 4 或 5 孔沟，具微穿孔或网状纹饰。喻自觉等（1992）曾对山小橘属的近缘属黄皮属的 5 种（变种）及 9 个黄皮（*Clausena lansium*）栽培

品种的花粉形态特征进行了观察分析，发现花粉形态组成、沟孔特征、外壁纹饰特征是黄皮属种级或种级以下各个分类等级内个体相互区分的有效特征，可以作为种或品种鉴定的依据之一。

本研究收集了黄皮亚族山小橘属 12 个分类群共 16 份花粉样品进行扫描电镜观察，在前人的基础上较系统地进行花粉形态的比较研究，并结合其他形态特征对本属的分类学问题作初步探讨，以期对山小橘属植物的分类和系统学研究提供孢粉学证据，为进一步完善它们的花粉形态研究及其相关类群形态发育和系统研究提供相关资料。

1 材料与方法

1.1 实验材料

花粉材料大部分采自中国科学院华南植物园标本馆（IBSC）、中国科学院昆明植物研究所标本馆（KUN）、中山大学标本馆（SYS）和广西植物研究所标本馆（IBK），部分种类为作者采自野外的材料，凭证标本保存于 IBSC。实验材料及凭证标本相关信息见表 1。

1.2 实验方法

采自标本或自然干燥的花粉样品用醋酸酐解析法进行处理（Erdtman, 1969）。将花置于 1.5 mL 离心管中用温水浸泡至软，于解剖镜下剥离花药，并将花药捣碎，吸取花粉，离心，弃上清液；于花粉材料中加入醋酸酐解析液（醋酸酐：浓硫酸=9:1），于 100 °C 左右解离 10 min，离心，弃液；用 70% 乙醇于超声波中清洗 10 min，重复三次；于 70% 乙醇中保存备用。观察时直接将带花粉的酒精滴于粘在铜样品台的双面胶纸上，自然干燥；于 JFC-1100 真空镀膜仪下喷金镀膜，再在 JSM-6360LV 扫描电镜（SEM）下进行观察与拍照。采自野外的新鲜花粉先用 35%、50% 的酒精梯度脱水后再用 70% 酒精于超声波清洗器中清洗几次，干燥后喷金镀膜备用。每份样品测量 20 粒花粉，取其最大值，最小值和平均值。花粉形态描述术语主要参照《孢粉学手册》（中国科学院植物研究所古生物研究室孢粉组, 1978）、Grant 等（2000）和韦仲新（2003）的文献。

2 结果

本研究观察山小橘属植物 12 个分类群 16 个样品花粉的大小、形态及表面纹饰等特征，相关信息详见表 2 和图版 I：1~48，其中光叶山小橘（*G. craibii* var. *glabra* (Craibii) Tanaka)、长果山小橘（*G. erythrocarpa* (Hayata) Hayata)、锈毛山小橘（*G. esquirolii* (Lévl.) Tanaka)、长叶

山小橘 (*G. longifolia* (Oliv.) Tanaka)、亮叶山小橘 (*G. lucida* Wall. ex Huang)、海南山小橘 (*G. montana* Pierre)、少花山小橘 (*G. oligantha* Huang)、小花山小橘和华山小橘 (*G. pseudoracemos* (Guill.) Swingle) 等9个分类群的花粉形态为首次报道。

所研究的山小橘属植物类群的花粉均为单粒花粉, 辐射对称, 近球形或长球形。花粉大小范围为 (15.90 ~ 23.92) × (14.56 ~ 22.00) μm, 为小型花粉 (10 ~ 25 μm) (韦仲新, 2003), 其中

最小是海南山小橘的花粉 (15.90 × 14.56) μm, 最大是长瓣山小橘的花粉 (23.92 × 22.00) μm; 极轴与赤道轴比值 (P/E) 为 1.03 ~ 1.31。花粉粒具三孔沟, 极面观为三裂圆形或近三角形; 花粉外壁表面纹饰多为条网状 (Striato-reticulate), 少为孔穴状 (Faveolate) 或孔穴-穿孔状 (Faveolato-perforate), 穿孔的大小不等, 形状为不规则多边形或近圆形, 深浅不一。根据花粉表面纹饰等特征, 可以将所观察山小橘属植物花粉归纳为以下4种类型:

表1 山小橘属孢粉学研究材料及凭证标本

Table 1 Source and voucher of materials used in palynological studies

类群 Taxa	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher	图版 I Plate I
山橘树 (1) <i>Glycosmis cochinchinensis</i> (Lour.) Pierre ex Engl.	广东华南植物园 (引种自海南) Guangdong, South China Botanical Garden (originally from Hainan)	牟凤娟 (F. J. Mou) 145 (IBSC)	1 ~ 3
山橘树 (2) <i>G. cochinchinensis</i>	海南, 三亚 Hainan, Sanya	左景烈等 (C. L. Tso et al.) 44537 (IBSC)	4 ~ 6
光叶山小橘 <i>G. craibii</i> var. <i>glabra</i> (Craibii) Tanaka	海南, 三亚 Hainan, Sanya	黄志 (C. Wang) 34515 (IBSC)	7 ~ 9
长果山小橘 <i>G. erythrocarpa</i> (Hayata) Hayata	台湾 Taiwan	Tanaka 13607 (IBSC)	10 ~ 12
锈毛山小橘 <i>G. esquirolii</i> (Lévl.) Tanaka	贵州安龙 Guizhou, Anlong	邓朝义 (C. Y. Deng) 1851 (KUN)	13 ~ 15
长瓣山小橘 <i>G. longipetala</i> F. J. Mou & D. X. Zhang	云南富宁归朝 Yunnan, Funing, Guichao	牟凤娟 (F. J. Mou) 76 (IBSC)	16 ~ 18
长叶山小橘 <i>G. longifolia</i> (Oliv.) Tanaka	云南, 镇康 Yunnan, Zhenkang	朱太平 (T. P. Zhu) 638 (IBSC)	19 ~ 21
亮叶山小橘 <i>G. lucida</i> Wall. ex Huang	云南, 勐腊, 勐仑 Yunnan, Mengla, Menglun	牟凤娟 (F. J. Mou) 44 (IBSC)	22 ~ 24
海南山小橘 <i>G. montana</i> Pierre	海南, 乐东 Hainan, Ledong	左景烈 (C. L. Tso) 638 (IBK)	25 ~ 27
少花山小橘 <i>G. oligantha</i> Huang	广西, 龙州, 弄岗自然保护区 Guangxi, Longzhou, Nonggang Nature Reserve	梁健英 (J. Y. Liang) K0654 (IBK)	28 ~ 30
小花山小橘 (1) <i>G. parviflora</i> (Sims) Kurz	云南勐腊西双版纳热带植物园 (引自广西龙州) Yunnan, Mengla, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden (originally from Longzhou, Guangxi)	牟凤娟 (F. J. Mou) 40 (IBSC)	31 ~ 33
小花山小橘 (2) <i>G. parviflora</i> (Sims) Kurz	广东, 肇庆, 鼎湖山 Guangdong, Zhaoqing, Dinghushan	牟凤娟 (F. J. Mou) 170 (IBSC)	34 ~ 36
小花山小橘 (3) <i>G. parviflora</i> (Sims) Kurz	云南勐腊西双版纳植物园 Yunnan, Mengla, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden	牟凤娟 (F. J. Mou) 38 (IBSC)	37 ~ 39
五叶山小橘 <i>G. pentaphylla</i> (Rezt.) Corrêa	云南, 勐腊 Yunnan, Mengla	王启无 (C. W. Wang) 75871 (IBSC)	40 ~ 42
华山小橘 (1) <i>G. pseudoracemosa</i> (Guill.) Swingle	广西 Guangxi	秦仁昌 (R. C. Ching) 7696 (IBSC)	43 ~ 45
华山小橘 (2) <i>G. pseudoracemosa</i> (Guill.) Swingle	云南马关 Yunnan, Maguan	蔡希陶 (H. T. Tsai) 58-8269 (KUN)	46 ~ 48

表 2 山小橘属的花粉形态特征

Table 2 Pollen morphology in *Glycosmis*

分类群 Taxa	沟孔 Aperture	极轴 P/ μm	赤道轴 E/ μm	P/E	花粉形状 Shape	极观 Polar view	外壁纹饰 Exine ornamentation
山橘树 (1) <i>G. cochinchinensis</i>	三孔沟 3 colporate	17.34 \pm 0.688 (15.6 ~ 18.7)	16.79 \pm 0.843 (15.4 ~ 18.3)	1.03	近球形 Subspheroidal	三裂圆形 Circular with 3 lobes	条网状 (Sriato-reticulate); 网脊宽 0.453 μm , 网眼宽 0.596 μm
山橘树 (2) <i>G. cochinchinensis</i>	三孔沟 3 colporate	17.32 \pm 0.715 (15.6 ~ 19.4)	14.70 \pm 0.267 (13.9 ~ 15.5)	1.18	近球形 Subspheroidal	三角形 Triangle	条网状 (Sriato-reticulate); 网脊宽 0.375 μm , 网眼宽 0.277 μm
光叶山小橘 <i>G. craibii</i> var. <i>glabra</i>	三孔沟 3 colporate	20.36 \pm 0.737 (18.8 ~ 22.1)	17.96 \pm 0.916 (15.7 ~ 19.2)	1.13	近球形 Subspheroidal	圆形 Circular	条网状 (Sriato-reticulate); 网脊宽 0.387 μm , 网眼宽 0.547 μm
长果山小橘 <i>G. erythrocarpa</i>	三孔沟 3 colporate	20.46 \pm 1.810 (17.3 ~ 23.2)	17.19 \pm 1.400 (15.2 ~ 19.2)	1.19	近长球形 Subprolate	近三角形 subtriangle	条网状 (Sriato-reticulate), 条纹多层; 网脊宽 0.441 μm , 网眼宽 0.551 μm
锈毛山小橘 <i>G. esquirolii</i>	三孔沟 3 colporate	21.93 \pm 1.410 (20.3 ~ 24.4)	19.70 \pm 0.617 (18.2 ~ 21.4)	1.11	近长球形 Subprolate	浅三裂圆形 Circular with 3 lobes	条网状 (Sriato-reticulate); 网脊宽 0.325 μm , 网眼宽 0.637 μm
长叶山小橘 <i>G. longifolia</i>	三孔沟 3 colporate	17.79 \pm 0.527 (16.5 ~ 19.0)	16.88 \pm 1.075 (14.4 ~ 18.2)	1.05	球形 Spheroidal	圆形或近三角形 Circular or subtriangle	条网状 (Sriato-reticulate), 网眼极细; 网脊宽 0.335 μm , 网眼宽 0.393 μm
长瓣山小橘 <i>G. longipetala</i>	三孔沟 3 colporate	23.92 \pm 3.086 (20.8 ~ 27.0)	22.00 \pm 1.803 (20.4 ~ 24.4)	1.09	近球形 Subspheroidal	三裂圆形 Circular with 3 lobes	极面浅穴状, 赤面网状 (Reticulate or foveolate); 网脊宽 0.568 μm , 网眼宽 0.739 μm
亮叶山小橘 <i>G. lucida</i>	三孔沟 3 colporate	21.10 \pm 2.265 (19.2 ~ 24.0)	16.38 \pm 0.478 (15.5 ~ 17.9)	1.29	长球形 Prolate	三裂圆形 Circular with 3 lobes	条网状 (Sriato-reticulate), 网眼极细; 网脊宽 μm , 网眼宽 μm
海南山小橘 <i>G. montana</i>	三孔沟 3 colporate	16.15 \pm 0.894 (14.9 ~ 17.7)	14.46 \pm 0.679 (12.6 ~ 15.9)	1.12	近球形 Subspheroidal	三裂圆形 Circular with 3 lobes	条网状 (Sriato-reticulate); 网脊宽 0.362 μm , 网眼宽 0.690 μm
少花山小橘 <i>G. oligantha</i>	三孔沟 3 colporate	19.25 \pm 1.078 (17.9 ~ 20.8)	14.71 \pm 0.819 (12.5 ~ 15.9)	1.31	长球形 Prolate	三裂圆形 Circular with 3 lobes	条网状 (Sriato-reticulate); 网脊宽 0.410 μm , 网眼宽 0.662 μm
小花山小橘 (1) <i>G. parviflora</i>	三孔沟 3 colporate	22.36 \pm 2.572 (19.8 ~ 27.0)	20.86 \pm 0.982 (19.2 ~ 22.9)	1.07	近球形 Subspheroidal	圆形 Circular	极面穴状, 赤面网状或穿孔 (Reticulate or foveolate); 网脊宽 0.693 μm , 网眼宽 0.602 μm
小花山小橘 (2) <i>G. parviflora</i>	三孔沟 3 colporate	18.71 \pm 2.364 (17.0 ~ 21.3)	17.60 \pm 5.966 (14.3 ~ 20.7)	1.06	圆球形 Spheroidal	近三角形 Subtriangle	极面穴状, 赤面均匀分布圆形穿孔 (Foveolate or perforate); 圆孔直径 0.783 μm
小花山小橘 (3) <i>G. parviflora</i>	三孔沟 3 colporate	19.75 \pm 0.420 (18.4 ~ 21.0)	17.59 \pm 0.613 (16.4 ~ 18.9)	1.12	近球形 Subspheroidal	圆形 Circular	条网状 (Sriato-reticulate), 网眼少; 网脊宽 0.497 μm , 网眼宽 0.417 μm
五叶山小橘 <i>G. pentaphylla</i>	三孔沟 3 colporate	18.46 \pm 0.234 (17.5 ~ 19.4)	16.91 \pm 0.461 (15.5 ~ 18.0)	1.09	圆球形 Spheroidal	三裂圆形 Circular with 3 lobes	浅穴状 (Foveolate)
华山小橘 (1) <i>G. pseudoracemosa</i>	三孔沟 3 colporate	22.21 \pm 0.773 (21.0 ~ 24.4)	18.80 \pm 0.353 (17.8 ~ 20.0)	1.18	近圆球形 Subspheroidal	浅三裂圆形 Circular with 3 lobes	条网状 (Sriato-reticulate); 网脊宽 0.519 μm , 网眼不规则, 宽 0.649 μm
华山小橘 (2) <i>G. pseudoracemosa</i>	三孔沟 3 colporate	18.21 \pm 0.860 (16.4 ~ 19.4)	17.45 \pm 0.408 (16.5 ~ 18.8)	1.04	圆球形 Spheroidal	浅三裂圆形 Circular with 3 lobes	条网状 (Sriato-reticulate); 网脊宽 0.410 μm , 网眼不规则, 宽 0.589 μm

(1) 条网状 (Striato-reticulate): 宽度均匀的条纹组成网状, 形成大小不一、不规则形状网眼。属于此种纹饰的种类包括光叶山小橘 (图版 I: 7~9)、长瓣山小橘 (图版 I: 19~21)、海南山小橘 (图版 I: 25~27)、少花山小橘 (图版 I: 28~30) 和华山小橘 (图版 I: 43~48)。

(2) 复条网状 (Compound striato-reticulate): 花粉外壁表面由多层相互平行或交错的条纹组成, 网眼多为不规则的多边形。包括长果山小橘 (图版 I: 10~12)、锈毛山小橘 (图版 I: 13~15) 和亮叶山小橘 (图版 I: 22~24)。

(3) 条纹-穿孔纹饰 (Striato-perforate): 花粉外壁表面由相互平行的条纹组成, 兼有少数较小的穿孔。属于此种纹饰的种类有山橘树 (图版 I: 1~6) 和长叶山小橘 (图版 I: 16~18)。

(4) 孔穴状纹饰 (Foveolate): 花粉外壁分布较浅的穴状纹饰, 如五叶山小橘 (图版 I: 40~42)。

小花山小橘不同来源花粉的外壁纹饰差异较大, 包括有极面穴状, 赤面网状或穿孔 (图版 I: 31~33, 37~39)、极面穴状, 赤面均匀分布圆形穿孔 (图版 I: 34~36), 另外还有具复网的条网状、条网状兼具不规则小穿孔, 及条网状兼近圆形穿孔等纹饰类型。

3 讨论

在 Grant 等 (2000) 对柑橘亚科的花粉形态研究结果中, 黄皮亚族 (Clauseninae) 中的五叶山小橘、*Clausena inequalis* 和 *Feroniella pubescens* 均属于 *Clausena inequalis*-Type, 其花粉均为 3 孔沟, 花粉外形为近长圆形至长球形, 极面观为圆形至三角形, 外壁纹饰为细条纹, 说明山小橘属、黄皮属和巨盘木属 (*Feroniella*) 三者的关系密切; 而本亚族中的千里香 (*Murraya paniculata*) 则与 *Micromelum minutum*、美栌木 (*Merrillia caloxylon*) 和三叶橘 (*Triphasia trifolia*) 同属 *Micromelum minutum*-Type, 花粉具 3 孔沟, 极面观为圆形至三角形以及微条纹外壁纹饰。本研究发现山小橘属国产大部分种类的花粉外壁为条网状纹饰, 少数兼有穴状, 而黄皮属的为条网状外壁纹饰 (喻自觉等, 1992), 两者在花粉外壁纹饰上具有相似性, 暗示两个属可能具有亲缘关系。

依据 Swingle 和 Reece 的系统 (1967), 山小橘属与黄皮属和九里香属的关系较为密切, 同属黄皮亚族; 山小橘属与黄皮属均具有短而多少增大的子房柄, 两者间的密切关系得到了形态特征的支持, 而九里香属植物的子房柄为柄状或垫状, 与美栌木属 (*Merrillia*) 较为相似 (Tillson 和 Bamford, 1938)。近期的研究结果并不支持 Swingle 和 Reece 的观点 (Swingle 和 Reece, 1967), 根据叶片叶肉分泌囊的特征, 山小橘属结构简单, 为一种类型, 而黄皮属和九里香属植物除叶肉分泌囊外, 还具齿缝分泌囊, 并且在齿缝分泌囊之间的叶缘又分布一行分泌囊, 说明了后两个类群的关系密切 (刘文哲和胡正海, 1998); 研究发现山小橘属植物雌蕊每子房室具有 1 或 2 枚胚珠, 而本亚族中黄皮属和九里香属两属均具有 2 枚胚珠 (牟凤娟, 2009)。从 *rps16* 和 *atpB-rbcL* 叶绿体片断测序结果推断, 山小橘属 (隶属 Clauseninae) 与小芸木属 (*Micromelum*, 隶属 Micromelinae) 关系较近 (Samuel 等, 2001; Bayer 等, 2009; But 等, 2009); 而 Morton (2009) 依据叶绿体片断 *trnL-F*、*rps16*、*atpB-rbcL* 和核基因 ITS 片等数据的综合分析, 山小橘属与美栌木属形成姐妹类群, 两者间的亲缘关系密切。Silva 等 (1988) 依据山小橘属中具有两种在柑橘亚科中其他类群不具备的特殊吡啶酮、喹啉和胺类化合物, 以及 C-glycosylflavones 黄酮类化合物 (除美栌木属外), 并结合其形态特征 (如短粗宿存的花柱、具单胚珠的子房、非正常发育的子房和种子结构等), 建议将其独立为族; 也有报道将其单独为亚族 (李钊, 1988)。

刘炳仑 (1987) 报道山橘树的花粉为长球形-近菱形, 极面观为近三角形, 大小为 (24.7~28.6) 26.0×23.4 (20.8~26.0) μm , 具 3 孔沟, 表面具颗粒-细网状纹饰, 花粉形态与 Mou 和 Zhang (2009) 及本研究对长瓣山小橘的报道结果相一致, 综合该植物花粉的形态特征以及产地 (云南), 刘炳仑报道的应为长瓣山小橘的花粉形态。五叶山小橘是国产种类中唯一叶缘具齿的种类, 本研究发现其外壁纹饰为不规则条纹兼浅穴状, 异于先前微条纹纹饰的报道 (Grant 等, 2000), 结果不一致可能是材料差异造成的 (部分学者将小叶山小橘鉴定为五叶山小橘)。

华山小橘、海南山小橘和长叶山小橘三个类群的叶均为单小叶, 其雄蕊花药药隔顶端均有 1 枚油点; 前两者的花粉外壁均为条网状纹饰, 而后者为条纹-穿孔纹饰, 外壁表面由相互平行的条纹组成, 兼有少数较小的穿孔。华山小橘在叶片形状、质地和大小方面差异较大, 分布于广西叶片较小种类的花粉较大, $(21.0 \sim 24.4) \times (17.8 \sim 20.0) \mu\text{m}$, P/E 为 1.18, 外壁条网状纹饰的网脊和网眼宽分别为 $0.519 \mu\text{m}$ 和 $0.649 \mu\text{m}$; 而分布于云南叶片较大类型的花粉较小, 为 $(16.4 \sim 19.4) \times (16.5 \sim 18.8) \mu\text{m}$, P/E 为 1.04, 条网状外壁纹饰的网脊和网眼宽分别为 $0.410 \mu\text{m}$ 和 $0.589 \mu\text{m}$ 。

小花山小橘为本属中的广布种, 其染色体为 $2n=6x=54$, 叶片类型有单叶、单小叶和 2~5 小叶的复叶; 花部特征均表现较为稳定, 花萼具缘毛, 花瓣光滑并具腺点; 雄蕊 10 枚, 长短相间, 药隔顶端具 1 突尖体; 子房柄膨大成圆球形, 子房圆球形具腺点, 子房 5 室, 每室胚珠 1 枚, 花柱与子房约等长, 稍增宽。但来自不同地方的材料在花粉形态上表现出丰富的多样性, 花粉外壁纹饰有复网、单层条网、条纹、穴状及穿孔等不同的类型, 其中来自广东鼎湖山类型的花粉外壁纹饰为极面穴状、赤道均匀分布圆形穿孔。锈毛山小橘从形态特征来看为本属中一个特殊的种类, 其小叶数目多达 7 枚, 花瓣外被锈红色短绒毛, 花柱较子房细长, 并在果实发育早期脱落, 为本属国产种类中唯一花柱不宿存的种类。但花粉形态却表现出与其他许多种类共有的条纹纹饰。

本研究首次报道山小橘属植物 9 个种类的花粉形态, 将所研究山小橘属类群的花粉外壁纹饰分为条网状、复杂条网状、条纹-穿孔和孔穴状等 4 种类型。研究结果表明 12 个分类群的花粉形态在大小和形状, 特别是花粉外壁纹饰存在较高的多样性, 在探讨属间及属内系统关系具有一定的分类学意义, 而花粉的大小及形状在不同处理中变化较大, 不宜作为该类群的鉴定识别指标。

致谢 特别感谢中国科学院华南植物园胡晓颖老师帮助花粉扫描实验及中国科学院西双版纳热带植物园肖春芬老师协助采集实验材料。

〔参 考 文 献〕

- 李锐, 1988. 芸香科黄皮族的化学和系统学研究 [D]. 广州: 中山大学
- 牟凤娟, 2009. 黄皮亚族 (芸香科) 的系统学研究 [D]. 广州: 中国科学院华南植物园
- 陶德定, 1995. 芸香科 [A]. 见: 中国科学院昆明植物研究所. 云南植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 6: 749—798
- 韦仲新, 2003. 种子植物花粉电镜图志 [M]. 昆明: 云南科技出版社
- 中国科学院植物研究所形态室孢粉组, 1960. 中国植物花粉形态 [M]. 北京: 科学出版社, 225—228
- 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组, 华南植物研究所形态研究室, 1982. 中国热带亚热带被子植物花粉形态 [M]. 北京: 科学出版社, 325—334
- 中国科学院植物研究所古生物研究室孢粉组 (Erdtman G, 1969), 1978. 孢粉学手册 (Handbook of Palynology) [M]. 北京: 科学出版社
- Barth OM, 1980. Pollen morphology of a Brazilian Rutaceae: *Zanthoxylum* (Fagara) [J]. *Pollen et Spores*, 22: 425—436
- Barth OM, 1983. Pollen morphology of a Brazilian Rutaceae: *Dictyoloma* and *Hortia* [J]. *Pollen et Spores*, 25 (3-4): 409—420
- Barth OM, 1985. Pollen morphology of Brazilian Rutaceae: *Pilocarpus* [J]. *Pollen et Spores*, 27 (2): 145—153
- Bayer RJ, Mabberley DJ, Morton C *et al.*, 2009. A molecular phylogeny of the orange subfamily (Rutaceae: Aurantioideae) using nine cpDNA sequences [J]. *American Journal of Botany*, 96 (3): 668—685
- But PPH, Poon AWS, Shaw PC *et al.*, 2009. Contribution of molecular cladistics to the taxonomy of Rutaceae in China [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 47 (2): 144—150
- Corrêa S, 1805. Observations sur la famille des orangers et sur les limites qui la circonscrivent [J]. *Annales du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 6: 376—387
- Engler A, 1931. Rutaceae [A]. In: Engler A, Prantl K (eds.), *Die Natürliche Pflanzenfamilien* 19 a. 2nd edn. III [M]. Leipzig: Engelmann, 187—359
- Erdtman G, 1952. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy, Angiosperms* [M]. Waltham, Massachusetts: Chronica Botanica Co
- Erdtman G, 1969. Handbook of Palynology: Morphology, taxonomy, ecology [A]. *An Introduction to the Study of Pollen Grains and Spores* [M]. New York: Hafner
- Feng DX (冯达星), Zhan RT (詹若挺), Xue XQ (薛秀清), 2001. Identification of morphology and history of *Glycosmis citrifolia* [J]. *Primary Journal of Chinese Materia Medica* (基层中药杂志), 15 (2): 31—33
- Fukuda T, Naiki A, Nagamasu H, 2008. Pollen morphology of the genus *Skimmia* (Rutaceae) and its taxonomic implications [J]. *Journal of Plant Research*, 121 (5): 463—471

- Grant M, Blackmore S, Morton C, 2000. Pollen morphology of the subfamily Aurantioideae (Rutaceae) [J]. *Grana*, **39** (1): 8—20
- Greger H, Zechner G, Hofer O *et al.*, 1993. Sulphur-containing amides from *Glycosmis* species with different antifungal activity [J]. *Phytochemistry*, **34** (1): 175—179
- Guerra MS, 1984. New Chromosome Numbers in Rutaceae [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **146**: 13—30
- Guerra MS, Souza FBG, 1984. Tamanho cromossômico e número básico na tribo Aurantieae (Rutaceae) [J]. *Ciência e Cultura (São Paulo)*, **36**: 868
- Guerra MS, 1985. Cytogenetics of Rutaceae III. Heterochromatin Patterns [J]. *Caryologia*, **38**: 335—346
- Guerra MS, Santos KGB, Silva AEBE *et al.*, 2000. Heterochromatin banding patterns in Rutaceae-Aurantioideae—A case of parallel chromosomal evolution [J]. *American Journal of Botany*, **87** (5): 735—747
- Guillaumin A, 1946. *Glycosmis*. In: *Supplément a la Flore generale de L'Indo-Chine* [M]. Paris: Masson et Cie, 619—630
- Hofer O, Greger H, 2000. Sulfur—containing amides from *Glycosmis* species (Rutaceae) [A]. In: Herz W, Falk H, Kirby GW *et al.* (eds.), *Progress in the Chemistry of Organic Natural Products*, Vol. 80 [M]. New York: Springer, 187—223
- Hofer O, Greger H, Lukaseder B *et al.*, 2000. Prenylated sulfonyl amides from *Glycosmis* species [J]. *Phytochemistry*, **54** (2): 207—213
- Huang CJ (黄成就), 1959. Preliminary study on Chinese Rutaceae (3) [J]. *Acta Phytotaxnomica Sinica* (植物分类学报), **8** (2): 69—124
- Huang CJ (黄成就), 1997. 山小橘属 [A]. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志) [M]. Beijing: Science Press, **43** (2): 117—126
- Liu BL (刘炳仑), 1987. Pollen morphology of the family Rutaceae in China [J]. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **7** (3): 11—56
- Liu WZ (刘文哲), Hu ZH (胡正海), 1998. Comparative anatomy of secretory cavities in leaves of the Rutaceae in Chin [J]. *Acta Phytotaxnomica Sinica* (植物分类学报), **36** (2): 119—127
- Malla SB, Bhattarai S, Gorkhali M *et al.*, 1979. IOPB chromosome number reports LXV [J]. *Taxon*, **28** (213): 627—628
- Miao RH (缪如槐), 1993. New species from Chinese flora [J]. *Acta Sciendarum Naturalium Universitatis Sunyatseni* (中山大学学报, 自然科学版), **32** (4): 59—60
- Morton CM, Kallunki JA, 1983. Pollen morphology of the subtribe Cuspariinae (Rutaceae) [J]. *Brittonia*, **45** (4): 286—314
- Morton CM, 2009. Phylogenetic relationships of the Aurantioideae (Rutaceae) based on the nuclear ribosomal DNA ITS region and three noncoding chloroplast DNA regions, *atpB-rbcL* spacer, *rps16*, and *trnL-trnF* [J]. *Organisms Diversity & Evolution*, **9** (1): 52—68
- Mou FJ, Zhang DX, 2009. *Glycosmis longipetala* F. J. Mou & D. X. Zhang, a new species of Rutaceae from China [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, **47** (2): 162—167
- Mou FJ (牟凤娟), Ma SZ (马士祝), Li SZ (李双智) *et al.*, 2011. The identity of *Glycosmis aglaioides* Miao (Rutaceae) [J]. *Guihaia* (广西植物), **31** (6): 711—713
- Narayanaswami V, 1941. A revision of the Indo-Malayan species of *Glycosmis* [J]. *Records of the Botanical Survey of India*, **14** (2): 10—69
- Samuel R, Ehrendorfer F, Chase MW *et al.*, 2001. Phylogenetic analyses of Aurantioideae (Rutaceae) based on non-coding plastid DNA sequences and phytochemical features [J]. *Plant Biology*, **3** (1): 77—87
- Sarkar AK, Datta N, Chatterjee U *et al.*, 1982. IOPB chromosome number reports LXXVI [J]. *Taxon*, **31**: 576—579
- Shen XL (沈小玲), Zeng HF (曾惠芳), Chen Z (陈珍) *et al.*, 2002. Study on chemical constituents isolated from *Glycosmis citrifolia* [J]. *Chinese Pharmaceutical Journal* (国药杂志), **37** (1): 14—17
- Silva MFGF, Gottlieb OR, Ehrendorfer F, 1988. Chemosystematics of the Rutaceae: suggestions for a more natural taxonomy and evolutionary interpretation of the family [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **161** (3—4): 97—134
- Singhal VK, Gill BS, Bir SS, 1983. Cytopalynology of some members of Rutaceae [J]. *Proceedings, Indian Academy of Sciences, Section B, Biological Sciences*, **92**: 381—386
- Stone BC, 1978. Studies in Malesian Rutaceae I. Notes toward a revision of the genus *Glycosmis* Corrêa [J]. *Federation Museums Journal*, **23**: 74—109
- Stone BC, 1985. Conspectus of the Genus *Glycosmis* Corrêa: studies in Malesian Rutaceae III [J]. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **137** (2): 1—27
- Stone BC, 1994. Additional notes on the genus *Glycosmis* Corrêa (Rutaceae) [J]. *Gardens' Bulletin Singapore*, **46** (1): 113—119
- Swingle WT, 1943. The botany of *Citrus* and its relatives of the orange subfamily [A]. In: Webber HJ, Batchelor LD (eds.), *The Citrus Industry*, Vol. 1 [M]. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 153—158
- Swingle WT, Reece PC, 1967. The botany of *Citrus* and its wild relatives (Family Rutaceae, Subfamily Aurantioideae) [A]. In: Reuther W, Webber H, Batchelor L (eds.), *The Citrus Industry*, Vol. 1. *History, World Distribution, Botany and Varieties* [M]. Berkeley: University of California Press, 206—209
- Tao DD (陶德定), 1984. Taxa nova Rutaceae [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **6** (3): 285—287
- Tao DD (陶德定), 1994. A revision of the species *Walsura xizangensis* C. Y. Wu *et al.* Li (Meliaceae) [J]. *Acta Phytotaxnomica Sinica* (植物分类学报), **32** (4): 369
- Tillson AH, Bamford R, 1938. The floral anatomy of the Aurantioideae [J]. *American Journal of Botany*, **25**: 780—793

- Vajrodaya S, Bacher M, Greger H *et al.*, 1998. Organ-specific chemical differences in *Glycosmis trichanthera* [J]. *Phytochemistry*, **48** (5): 897—902
- Victor JE, Wyk AEV, 1998. Palynology of *Acmadenia* (Rutaceae: Diosminae) and its taxonomic implications [J]. *Grana*, **37** (3): 143—154
- Victor JE, Wyk AEV, 1999a. Pollen morphology of *Diosma* and *Coelonema* (Rutaceae: Diosminae) and its taxonomic implications [J]. *Grana*, **38** (1): 12—19
- Victor JE, Wyk AEV, 1999b. Pollen morphology of *Adenandra* (Rutaceae: Diosminae) and its taxonomic implications [J]. *Grana*, **40**: 1—11
- Victor JE, Wyk AEV, 2000. Pollen morphology of *Phyllosma* and *Sheilanthra* (Diosminae: Rutaceae) and its taxonomic implications [J]. *Grana*, **39** (2-3): 103—107
- Victor JE, Wyk AEV, 2001. Pollen morphology of *Euchaetis* and *Macrostylis* (Diosminae-Rutaceae) and its taxonomic implications [J]. *Grana*, **40** (3): 105—110
- Wu CY (吴钰镒), Li H (李恒), 1980. Two new species of Meliaceae from Xizang (Tibet) [J]. *Acta Phytotaxnomica Sinica* (植物分类学报), **18** (1): 110—111
- Xi P (席萍), Zeng HF (曾惠芳), Zhan RT (詹若挺) *et al.*, 2000. Analysis of chemical constituents of essential oil isolated from *Glycosmis citrifolia* [J]. *Journal of Chinese Medicinal Materials* (中药材), **37** (1): 235—236
- Yu ZJ (喻自觉), He LQ (何丽卿), Huang CX (黄昌贤), 1992. A preliminary study on pollen of some species and cultivars of *Clausena* [J]. *Guihaia* (广西植物), **12** (2): 118—124
- Yunus D, Nair PKK, 1988. *Pollen Morphology of Indian Geraniales*, V. XV—XVI [M]. New Dehli: Today and Tomorrow's Printer Publishers, 1—22
- Zhang DX, Hartley TG, Mabberley DJ, 2010. Rutaceae [A]. In: Wu ZY, Raven PH (eds.), *Flora of China* [M]. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, **11**: 80—83
- Zhou B (周波), Tan HY (谭穗懿), Zhou J (周静) *et al.*, 2004. Analysis on the volatile oils of leaves and fruits in *Glycosmis citrifolia* with GC-MS [J]. *Traditional Chinese Medicinal Materials* (中药材), **27** (9): 640—645

图 版 说 明

图版 I 山小橘属植物花粉形态: 1~3. 山橘树 (1); 4~6. 山橘树 (2); 7~9. 光叶山小橘; 10~12. 长果山小橘; 13~15. 锈毛山小橘; 16~18. 长叶山小橘; 19~21. 长瓣山小橘; 22~24. 亮叶山小橘; 25~27. 海南山小橘; 28~30. 少花山小橘; 31~33. 小花山小橘 (1); 34~36. 小花山小橘 (2); 37~39. 小花山小橘 (3); 40~42. 五叶山小橘; 43~45. 华山小橘 (1); 46~48. 华山小橘 (2)

Explanation of plate

Plate I Pollen morphology of *Glycosmis*. 1-3; *G. cochinchinensis* (1); 4-6. *G. cochinchinensis* (2); 7-9. *G. craibii* var. *glabra*; 10-12. *G. erythrocarpa*; 13-15. *G. esquirolii*; 16-18. *G. longifolia*; 19-21. *G. longipetala*; 22-24. *G. lucida*; 25-27. *G. montana*; 28-30. *G. oligantha*; 31-33. *G. parviflora* (1); 34-36. *G. parviflora* (2); 37-39. *G. parviflora* (3); 40-42. *G. pentaphylla*; 43-45. *G. pseudoracemosa* (1); 46-48. *G. pseudoracemosa* (2)

Scale bar: 1-2, 4-5, 7, 10-11, 13-14, 16-17, 19-20, 22-23, 25-26, 28-29, 31-32, 34-35, 37-38, 40-41, 43-44, 46-47 = 5 μm ; 3, 8, 15, 18, 21, 24, 27, 33, 36, 42, 45 = 2 μm ; 6, 9, 12, 30, 39, 48 = 1 μm

牟凤娟等：图版 I

MOU Feng-Juan *et al.* : Plate I